第30卷 第3期　　古 脊 椎 动 物 学 报　　pp. 169—184
1992年7月　　VERTEBRATA PALASIATICA　　figs. 1—5, pl. I—III

记真盔甲鱼类两新属
——兼论真盔甲鱼类系统发育关系[1)]

朱　敏
（中国科学院古脊椎动物与古人类研究所）

关键词　真盔甲鱼类　盔甲鱼类　早泥盆世　系统发育关系

内　容　提　要

本文记述了早泥盆世真盔甲鱼类两新属：憨鱼属（*Nochelaspis*）和翼角鱼属（*Pterogonaspis*）。真盔甲鱼类是盔甲鱼类的一个单系类群，现有七属十二种，文中运用分支系统学原理对其系统发育关系进行了初步探讨。

本文描述的真盔甲鱼类皆采自云南曲靖地区。1987年底，笔者在滇东收集学位论文资料，在西山村组下部（早泥盆世早期）浅黄色的泥质粉砂岩中发现了漫游憨鱼（*Nochelaspis maeandrine*），同层还有多鳃鱼类、总鳍鱼类、辐鳍鱼类和盾皮鱼类，它们组成了一个重要的早期脊椎动物群化石组合。1991年5月，中科院古脊椎动物与古人类研究所早期脊椎动物课题组[1)]在云南曲靖地区进行野外地质调查，又得玉海翼角鱼（*Pterogonaspis yuhaii* sp. nov.），产出层位系早泥盆世晚期徐家冲组。由于以往徐家冲组鱼类化石见于描述的不多（刘玉海，1975，1979a；潘江和王士涛，1978；方润森等，1985），翼角鱼属的发现丰富了该层位的鱼类资料。

探讨生物物种间的系统发育关系（phylogeny），重建其演化历史是比较生物学的一项基本任务。系统发育关系的建立也是进行隔离分化生物地理学（vicariance biogeography）分析的基础。真盔甲鱼类是盔甲鱼类的一个类群，目前仅发现于中国南方，已有七属十二种。本文运用分支系统学的基本原理，通过对这十二个物种的性状分析，提出了一条最简约的分支图，以此代表真盔甲鱼类的系统发育关系。

本文承蒙周明镇、张弥曼、刘玉海等诸位先生指导，张杰同志摄制图版，杨明婉同志清绘插图，在此一并致以谢意。

一、标 本 记 述

盔甲鱼亚纲 Galeaspida Tarlo, 1967

真盔甲鱼目 Eugaleaspiformes (Liu, 1965) Liu, 1980

憨鱼属（新属）*Nochelaspis* gen. nov.

词源　*nocheles* (Gr.)，迟钝的，傻的；*aspis* (Gr.)，盾甲。

1) 国家自然科学基金资助项目。

模式种 漫游憨鱼(新种) *Nochelaspis maeandrine* sp. nov.。

特征鉴别 硕大的真盔甲鱼类,头甲三角形,宽大于长;角发育,棘状;内角非常发育,呈叶状,末端向后稍超出角的末端;内角间距短于内角长度;中背孔纵长裂隙形,后缘位于眶孔前缘连线之前;"真盔甲鱼型"侧线系统,三对侧横管;纹饰为较大的星状突起。

比较 新属的中背孔为纵长裂隙形,就此而言,它与真盔甲鱼属和三尖鱼属较为接近。尽管三尖鱼属保存不全,但它具有吻突和侧向延伸的角(刘时藩,1986),这与新属明显不同。与真盔甲鱼属相比,新属具有非常发育的内角。此外,新属的中背孔后缘向后尚未达到眶孔前缘连线,而真盔甲鱼属和三尖鱼属中背孔后缘向后已超出眶孔前缘连线。总体来说,在已描述的真盔甲鱼类中,新属与云南盔甲鱼属最接近,它们之间的区别有下列诸端:(1)新属(*N.*)的中背孔为裂隙形,而云南盔甲鱼属(*Y.*)的中背孔相对较短,为纵长卵圆形;(2)两属都有较发育的内角,但相比之下,*N.* 的内角为肥大叶状,比 *Y.* 的内角大得多;(3) *N.* 内角的末端向后超出角的末端,而 *Y.* 内角末端则在角末端之前;(4) *N.* 内角间距小于内角长度,而 *Y.* 内角间距大于内角长度;(5) *N.* 头甲宽大于长,*Y.* 头甲长大于宽。

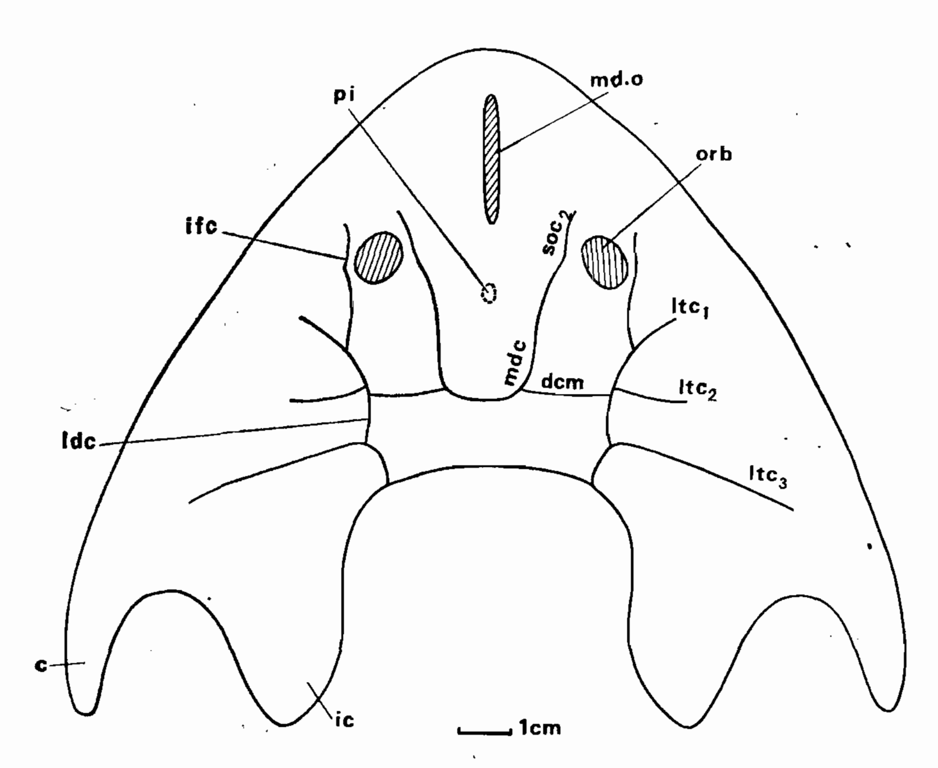


图 1 漫游憨鱼(新属、新种)背甲复原图

Fig. 1 Dorsal shield of *Nochelaspis maeandrine* gen. et sp. nov.

c, 角 (cornu); dcm, 背联络管,中横管 (dorsal commissure); ic, 内角 (inner cornu); ifc, 眶下管 (infraorbital canal); ldc, 侧背管 (lateral dorsal canal); ltc_{1-3}, 第一至第三侧横管 (first to third lateral transverse canals); mdc, 中背管 (median dorsal canal); md.o, 中背孔 (median dorsal opening); orb, 眶孔 (orbital opening); pi, 松果体 (pineal organ); soc_2, 后眶上管 (posterior postorbital canal)

漫游憨鱼(新种) *Nochelaspis maeandrine* sp. nov.

(图 1；图版 I—II)

词源　*maiandros* (Gr.)，漫步，漫游，徘徊，表示该鱼在水中漫游觅食。

正型标本　V10106，一件完整的头甲及其外模。

产地与层位　云南曲靖廖角山，早泥盆世早期翠峰山群西山村组下部。

特征鉴别　同属征(唯一的种)。

描述　这是迄今为止个体最大的真盔甲鱼类，头甲最大长度(从吻端至内角末端)达 127 毫米，最大宽度 158.5 毫米，长宽比 0.80。

标本保存相当完好，整个头甲略呈三角形(图 1)，背部特征清晰可见。头甲扁平，背壁中部比两侧稍稍隆起，但未形成后中背棘。

角与内角都比较发育(图 1,c,ic)。角呈棘状，长约有 25 毫米，在真盔甲鱼类中与云南盔甲鱼属的角接近，但新属的角向后方伸展，末端没有钩曲，而云南盔甲鱼属的角末端呈向内钩曲的喙状(潘江和王士涛，1980)。内角非常发育，呈肥大叶状，末端向后稍稍超出角的末端，这一特征明显区别于云南盔甲鱼属。另一个重要特征是其内角间距短于内角长，背甲后缘中部向前深凹。笔者认为多鳃鱼类以前所谓的"角"或"胸角"，只相当于真盔甲鱼类的内角，它们真正的角已次生退化掉（见下面性状分析）。倘若上述说法成立的话，新属内角方面的特征倒是更接近多鳃鱼类的宽甲鱼属（刘玉海，1975）。

中背孔为狭长裂隙形(图 1,md.o；表 1)，两侧缘基本平行，前后端圆钝。在背甲标本上，可以清楚看到孔的周缘有一环状构造，内模上呈环状沟。环的内缘为锯形，因此，实际上中背孔的两侧缘也是锯形。孔的后缘向后未达到眶孔前缘连线。

眶孔(图 1,orb）为椭圆形，长轴大致平行头甲侧缘，约有 10 毫米，短轴约有 8 毫米。如果不包括角与内角，眶孔在背甲上的位置还是相对靠后，眶孔前后中长比达到 1。

在中背孔之后约 12 毫米处，背甲内模上有一浅凹，可能代表了松果区的位置(pi)。显然，象其它盔甲鱼类一样，新属的松果体没有洞穿背甲。

侧线系统保存良好，为典型的"真盔甲鱼型"。标本上没有见到前眶上管或前缘管，可能已次生消失。后眶上管（soc_2）与中背管（mdc）呈自然衔接。后眶上管向后中方向延伸，在衔接点之后的部分已完全退化掉。两侧中背管大致平行，略向背方凑合，后端向背中弯曲并汇合，形成一U字形。

侧背干管包括眶下管（ifc）和侧背管（ldc）。眶下管前端起始于眶孔的前侧方，从眶孔腹侧绕过，向后与侧背管连接。

横行感觉管部分包括三对侧横管（ltc_{1-3}）和一对中横管（dcm）。三对侧横管中，第一侧横管最短，向前侧方延伸，第二和第三侧横管则略向后侧方延伸。侧横管的末端没有分叉现象。中横管内端与中背管连接，形成中横联络，外端与侧背管沟通，位置在第二侧横管的稍后方。

头甲的腹面情况不详，由于只有一件正型标本，只对一部分右腹环进行了修理。腹环由前到后逐渐加宽，内缘修理出 5 个外鳃孔，第一外鳃孔对应于背甲眶孔的后侧方。参考云南盔甲鱼属(潘江和王士涛，1980，图 2)，新属很可能还有第六外鳃孔。

纹饰由星状突起组成,类似的星状突起在盾皮鱼类中见于棘胸鱼类和萌鳐鱼类中,但新属的星状突起颗粒粗大,组织学构造可能也有所不同。每个星状突起上皆有放射状的脊,这些脊向顶端集中。突起在背甲中部相对较大,而在背甲两侧及腹环则略小。

表 1 漫游憨鱼正型标本的测量(单位: 毫米)

Table 1 measurement of *Nochelaspis maeandrine* (Holotype, in mm)

最大长度 (maximum length of shield, distance from tip of inner cornu to rostral end)	127
最大宽度 (maximum breadth of shield)	158.5
中长 (length of shield in mid-line)	78
眼间宽 (breadth between orbital openings)	33
眶孔前后中长比 (ratio between pre-orbital length and postorbital length in mid-line)	1
中背孔长 (length of median dorsal opening)	24.5
中背孔宽 (breadth of median dorsal opening)	2
中背孔前端至吻端长 (length from anterior end of median dorsal opening to rostral end)	7.5
中背孔后端至头甲后缘中点长 (length from posterior end to midpoint of posterior margin of shield)	45
内角间距 (breadth between inner cornua)	49
内角长度 (lenght of inner cornu)	55
第一侧横管长 (length of first lateral transverse canal)	11
第二侧横管长 (length of second lateral transverse canal)	16
第三侧横管长 (length of third lateral transverse canal)	34

翼角鱼属(新属) *Pterogonaspis* gen. nov.

词源 *Pterogonus* (Gr.), 翼角的; *aspis* (Gr.), 盾甲。

模式种 玉海翼角鱼 (*Pterogonaspis yuhaii* sp. nov.)。

特征鉴别 真盔甲鱼类,具长的吻突和侧向伸展的角;内角发育;中背孔纵长裂隙形,两侧缘基本平行,后缘向后延伸至眶孔之间;"真盔甲鱼型"侧线系统,三对侧横管;纹饰为细小的粒状突起。

比较 新属具有纵长裂隙形的中背孔和"真盔甲鱼型"的侧线系统,可以肯定地归属真盔甲鱼类。在已描述的真盔甲鱼类中,翼角鱼属以其发育的吻突和侧向伸展的角同三尖鱼属(刘时藩, 1986)最为接近。但是,三尖鱼属的头甲保存得相当不完整,尤其是它的后半部,因此很难将它与新属作深入比较。就现有资料,可以看出它们间的三点区别。首先,三尖鱼属的中背孔前端尖细,后端圆钝,近似拉长的纺锤形,而新属的中背孔两侧缘基本平行,更接近于真盔甲鱼属的中背孔;其次,三尖鱼属的中背干管相对来说要长于新属的中背干管;第三,三尖鱼属与新属相比,头甲小但眶孔相对较大。

玉海翼角鱼(新种) *Pterogonaspis yuhaii* gen. et sp. nov.

(图 2; 图版 III)

词源 赠予刘玉海 (Liu Yu-hai) 先生,盔甲鱼类研究第一人。

正型标本 V10105, 一件较为完整的头甲标本。

产地与层位　云南曲靖西山区徐家冲，早泥盆世翠峰山群徐家冲组。

特征鉴别　从属征(唯一的种)。

描述　这是一件很特殊的真盔甲鱼类，标本为背甲内模，除右角没有保存，左角和吻突前部有缺损外，其余部分保存良好。根据两侧对称的原则，我们得到该鱼背甲复原图(图 2)。

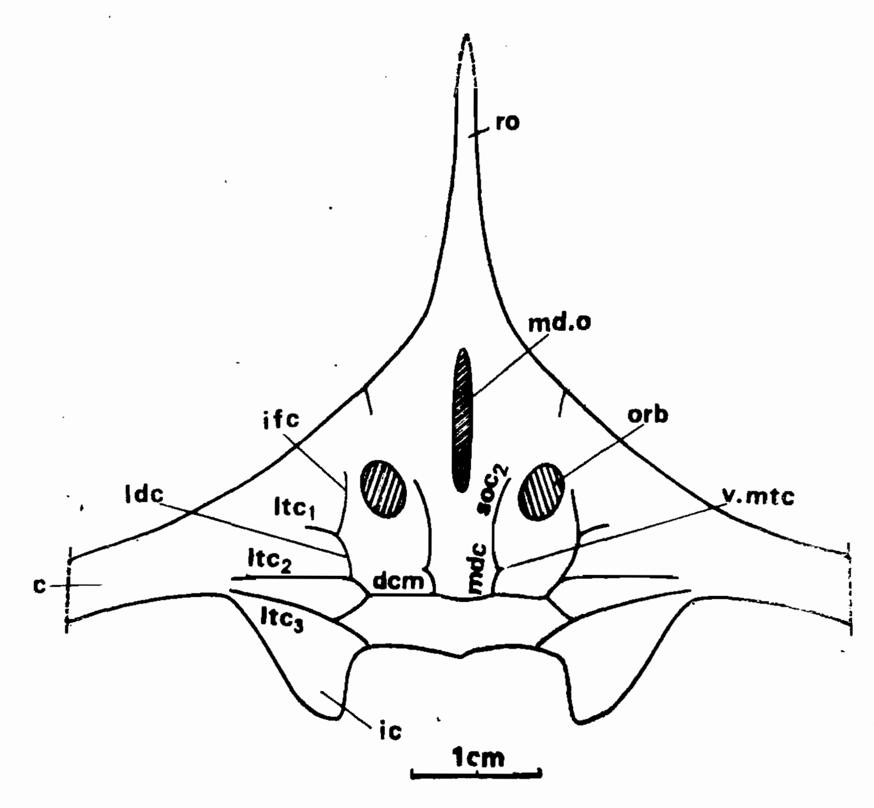


图 2　玉海翼角鱼(新属、新种)背甲复原图

Fig. 2　Dorsal shield of *Pterogonaspis yuhaii* gen. et sp. nov. ro, 吻突 (rostral process); v.mtc, 第一中横管退化残迹 (the vestige of the first median transverse canal)

其它简字说明见图 1 (For lettering else see fig. 1)

就头甲外形而言，新属非常接近华南鱼类的华南鱼属(刘玉海，1975)和亚洲鱼属(潘江等，1975)，具有长的吻突和侧向延伸的角。吻突 (ro) 狭长，向前逐渐变细。吻突前端略有缺损，保存的长度(吻端至中背孔前缘)达 21 毫米。角也有缺损，但从保存部分看，翼角鱼属同于华南鱼属等，角非常发育，侧向延伸，两角扩展呈翼状。新属的角末端是否也向后弯曲，整个角呈弯曲的镰刀状，目前还不能肯定。内角发育，呈短宽的角状。内角间距较宽，大于内角的长。

中背孔为狭长的裂隙形，两侧基本平行，后段较前段略宽。中背孔的后端向后延伸至两眶孔之间，这一点接近三尖鱼属(刘时藩，1986)。

眶孔位于背甲的背方，比较靠近中线，呈纵长椭圆形，长轴约 4.5 毫米，短轴约 3.8 毫

米。眶孔与整个背甲相比不算很大。

侧线系统分布情况为"真盔甲鱼型"。后眶上管前端始于眶孔的前内侧，向后与中背管自然衍接。中背管沿大致平行中轴的方向后延至近间带处，后端内弯，直至左右两管汇合，形成一U字形。侧背干管同样由眶下管和侧背管组成，眶下管前端始于眶孔前外侧。在眶孔的前方，由背甲的侧缘向后有一短管，这显然属于纵行管系列，但不易判断它是前眶上管（中背纵管）还是眶下管的前延部分（侧背纵管）。

三对侧横管（ltc_{1-3}）中，第一侧横管较短，稍向前侧方延伸。第二和第三侧横管较长，都向角的基部方向延伸。一对中横管（dcm），位于第二侧横管的后方，内端与中横管连通。在中横管之前，还能见到一短管与中背管呈直角相交。据刘玉海（1986）推论，真盔甲鱼类大多数属种的中横管相当于中华盔甲鱼属的第二中横管。由此可知，上述短管是第一中横管的残余。

纹饰为非常细小的粒状突起。值得注意的一点是，中背孔的表面也有相同的粒状突起，这种情况还见于张氏真盔甲鱼中（Halstead, Liu 和Pan, 1979）。

表 2 玉海翼角鱼正型标本的测量（单位：毫米）

Table 1 measurement of *Pterogonaspis yuhaii* (Holotype, in mm)

保存的最大长度（Preserved maximum length of shield）	49
保存的最大宽度（preserved maximum breadth of shield）	121
保存的中长（preserved length of shield in mid-line）	44
眼间宽（breadth between orbital openings）	8
中背孔长（length of median dorsal opening）	11
中背孔宽（breadth of median dorsal opening）	2
中背孔后端至头甲后缘中点长（length from posterior end to midpoint of posterior margin of shield）	12
内角间距（breadth between inner cornua）	18
内角长度（length of inner cornu）	11
第一侧横管长（length of first lateral transverse canal）	3
第二侧横管长（length of second lateral transverse canal）	7.5
第三侧横管长（length of third lateral transverse canal）	9

二、真盔甲鱼类的分支系统学分析

1. 盔甲鱼类的单系性（monophyly of galeaspids）

自刘玉海（1965）首次记述盔甲鱼类三个属种以来，盔甲鱼类这一东亚特有的早期脊椎动物类群已受到世界上不少古鱼类学家和动物分类学家的关注，其系统发育关系和比较解剖学特征不断成为讨论课题。

从讨论结果来看，各国学者至少在下面两个方面取得共识。

（1）盔甲鱼类是一个单系类群（Halstead, 1979, 1982; 潘江和王士涛, 1981, 1983; Forey 1984; Janvier, 1984; 刘玉海, 1985, 1986; Pan, 1984; Wang, 1991）。关于盔甲鱼类的离征（apomorphies），这些学者分别提出以下几条：

i. 中背孔（Janvier, 1984; Wang, 1991）。

ii. 中背孔为甲片所覆盖（Halstead，1982）。

iii. 松果体没有洞穿背甲（Halstead，1982）。

iv. 背甲具有“盔甲鱼型”的侧线系统（Janvier，1984；刘玉海，1986；Wang，1991）。

v. 头甲背面由一块外骨骼甲片构成（Wang，1991）。

很多学者对中背孔的功能进行了讨论（刘玉海，1979b，1985；王念忠和王俊卿，1982；潘江和王士涛，1981，1983；Pan，1984；Janvier，1984；Wang，1991）。然而到目前为止，众口一词的结论还没能得出，他们或者笼统地认为中背孔是“与嗅觉有关的器官”(潘江和王士涛，1981)，或者认为可能是“鼻孔与垂体管共同沟通外界的孔道”(刘玉海，1985)。不管其功能如何，中背孔是盔甲鱼类所特有的构造，是一条可以成立的离征。

至于中背孔上的“盖片”（Halstead，Liu 和 Pan，1979；Halstead，1982），Janvier（1984）和 Pan（1984）等都认为事属子虚，对此笔者也有相同认识。

盔甲鱼类“松果体没有洞穿背甲”这一性状在外类群中见于异甲鱼类，“头甲背面由一块外骨骼甲片构成”这一性状见于骨甲鱼类，因此这两个性状都不宜作为盔甲鱼类的共同离征。

刘玉海（1986）对盔甲鱼类的侧线系统或感觉管系统作了较为系统的研究和描述，不管盔甲鱼类在侧线系统上存在差异多大，它们都可以归入同一模式。该模式可以称为“盔甲鱼型”的侧线系统，以山口中华盔甲鱼（潘江和王士涛，1980）最为典型，它与骨甲鱼类、异甲鱼类及七鳃鳗的侧线系统之间有明显区别，是盔甲鱼类一条很好的离征。

（2）真盔甲鱼类构成一个单系类群（Janvier，1984；Pan，1984；Wang，1991）。定义这一单系类群的离征有：i. 纵长卵圆形或裂隙形中背孔；ii. “真盔甲鱼型”的侧线系统。这里涉及的一个问题是南盘鱼属是否应该归属真盔甲鱼类。刘时藩（1986）根据南盘鱼属纵长卵圆形的中背孔将其放在真盔甲鱼类内进行分析，但南盘鱼属的侧线系统为“多鳃鱼型”(刘玉海，1975，1986)，其分类位置还不能确定，因此在本文的分析中将其作为真盔甲鱼类的外类群处理。对真盔甲鱼类和南盘鱼属来说，纵长卵圆形的中背孔有可能是它们的共同离征(倘若它们是姐妹群关系)，也有可能是平行进化。

2. 真盔甲鱼类的性状分析（character analysis of eugaleaspids）

真盔甲鱼类至今已描述了七属十二种，延续时代从中志留世至早泥盆世晚期（图 3），分布地区限于中国南方，包括四川秀山，湖南保靖，江西修水，浙江长兴，广西象州、贵县和云南曲靖等地。作为探讨系统发育关系的基础，这里根据现有资料，首先对真盔甲鱼类进行性状分析。

（1）中背孔：中背孔是盔甲鱼类最重要的性状之一，从多鳃鱼横宽形的中背孔到真盔甲鱼裂隙形的中背孔之间存在着许多中间类型（另见王念忠和王俊卿，1982），同源性已不成问题(比较刘玉海，1965，1975)，这里涉及的问题是哪一种是原始型的中背孔，即性状转换系列的极向。关于性状转换系列的极向，通常有以下几个判别标准：i. 地质顺序标准；ii. 性状分布或外类群标准；iii. 分布递进标准；iv. 个体发育顺序标准；v. 转换系列对比标准（Forey，1983，162 页)。这里外类群、个体发育顺序、分布递进和转换系

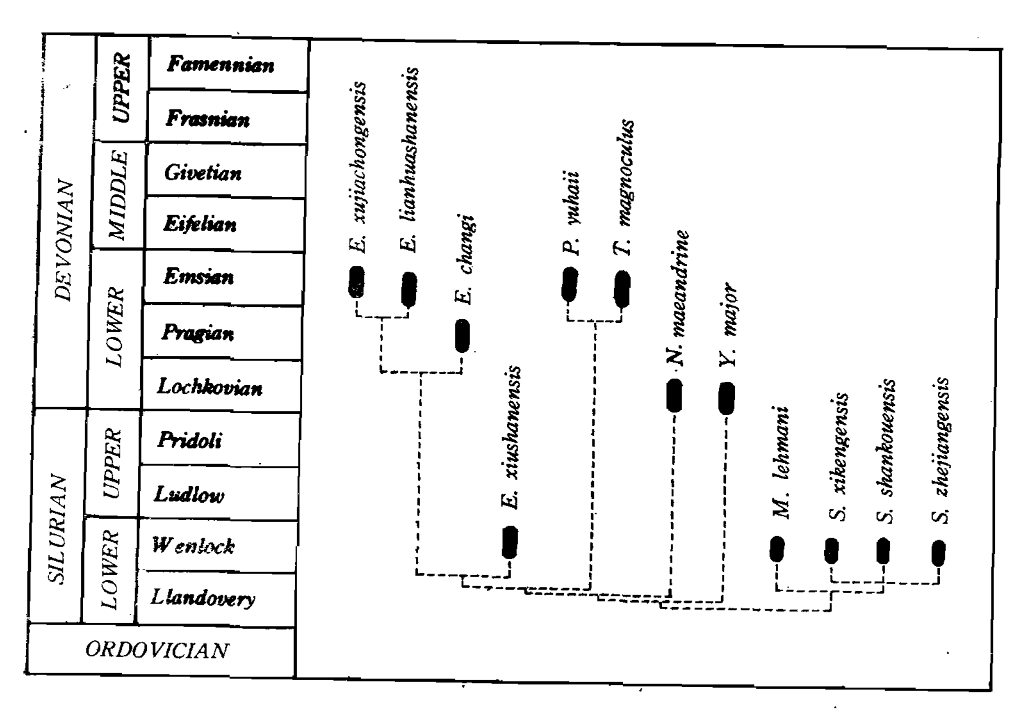


图 3 真盔甲鱼类的年代地层学分布

Fig. 3 Chrono-stratigraphic distribution of eugaleaspids (Dash lines represent the relationship of eugaleaspids after Fig. 5)

列对比标准不能适用,剩下的只有地质顺序标准。当然,地质顺序标准已受到不少分支系统学家的责难,但在某些情况下,当没有其它标准可用时,地层能帮助建立转换系列的极向 (Forety 和 Jefferies, 1982)。本例就是这种情况。迄今发现最老的盔甲鱼类化石是湘西早志留世的大庸鱼属(潘江和曾祥渊, 1985),它的中背孔近于圆形,这指示了这样一种可能性,即多鳃鱼属等横宽形的中背孔和真盔甲鱼类纵长卵圆形中背孔都是由圆形中背孔逐渐发育而来,它们代表了两个不同的进化趋向 (evolutionary trend)。对于真盔甲鱼类,问题简单得多,因为我们接受了真盔甲鱼类是单系类群这一特设假说 (ad hoc),而根据外类群标准,纵长卵圆形的中背孔是原始性状状态,由此发展成为裂隙形的中背孔,该孔向后进一步延伸,后端可位于眶孔前缘连线之后。

(2) 侧线系统:刘玉海 (1986) 对这一问题已作深入探讨,认为盔甲鱼类侧线系统总的趋向是向感觉管数目少的方向发展。这里中华盔甲鱼属具有四对侧横管,为祖征 (plesiomorphy),而第四侧横管的退化则代表了离征。笔者赞同刘玉海 (1986) 的意见,莲花山真盔甲鱼可能只有三对侧横管。

(3) 内角:这里首先涉及到盔甲鱼类角与内角的同源关系问题。刘玉海 (1965) 将中国的无颌类分为两大类群,一类为真盔甲鱼类,与骨甲鱼类比较;另一类为多鳃鱼类,与异甲鱼类比较。这种比较的形成主要源于对这两大类群中背孔的不同解释。现在已经很清楚,多鳃鱼类真正的口孔在头甲的腹面,以前所谓的"口孔"(刘玉海, 1965, 1975) 其实与真盔甲鱼类的鼻垂体孔(中背孔)同源,真盔甲鱼类和多鳃鱼类有非常近的亲缘关系。各

国学者对盔甲鱼类中背孔的同源性作了大量讨论并取得一致意见，但对角或内角的同源则未提出任何疑义或作任何讨论，他们基本上延用刘玉海最初的描述。实际上，刘玉海(1965, 1975)认为真盔甲鱼类和多鳃鱼类是无颌类中两条关系较远的支系，因而在当时它们之间角的同源问题并不十分重要。而现在既然认识到真盔甲鱼类和多鳃鱼类同属盔甲鱼类，作为盔甲鱼类的性状分析，那么讨论它们之间角或内角的同源就很有必要。角最初被称为"胸角"，主要是基于真盔甲鱼属角的内侧有一"胸窦"(指示胸鳍着生的部位)的推测。果真如此的话，角和内角可以通过胸窦的位置作出判定，但实际上胸窦并不存在，角与内角的同源判断只能借助其它方法。

早志留世的大庸鱼属(潘江和曾祥渊，1985)可能代表了盔甲鱼类的原始类型，它除具有一对短的角外，在角的内侧还有一对相当发育的内角。大庸鱼属的内角其实与汉阳鱼类、狭义的多鳃鱼类等所谓的"胸角"或"角"是相当的，若没有角的存在，我们不难称之为"角"。真盔甲鱼属只有一对角，但真盔甲鱼类的其它属及华南鱼类等除角之外，还同时具有发育程度不一的内角，这些类群的角与内角可以同大庸鱼属的角与内角直接类比。根据侧线系统，我们也可得出同一结论。在华南鱼类和真盔甲鱼类中，侧背干管(主侧线管)向后通出头甲的位置都在内角基部紧内侧，大庸鱼属头甲后部不全，但从主侧线管走向判断它具有相同的关系。汉阳鱼类和狭义的多鳃鱼类头甲只有一对角，主侧线管向后通出头甲的位置在其基部紧内侧，若该角与真盔甲鱼类和华南鱼类的角同源，那么在盔甲鱼类内部主侧线管与角及内角的关系就表现出两种形式，这在系统发生上不简约也不大可能。实际上，只要把汉阳鱼类和狭义的多鳃鱼类等所谓的"角"或"胸角"作为内角，矛盾也就迎刃而解。在汉阳鱼类和狭义的多鳃鱼类中，内角发育，真正的角已次生退化掉。

由于内角在真盔甲鱼类的外类群中普遍存在，对于真盔甲鱼类来说，具有内角是祖征，而真盔甲鱼属缺少内角则是离征。

(4) 眶孔位置：盔甲鱼类眶孔位置大都靠前，而在真盔甲鱼属中则存在一个眶孔位置向中后方向移的趋势(刘时藩，1983)。本文延用刘时藩(1983)眶孔前后中长比这一参数对该趋势进行定量处理。

(5) 吻突和侧向伸展的胸角：这两个性状状态在真盔甲鱼类的外类群中同样出现，因此根据外类群标准，这里将其设为祖征，反之，不具吻突及侧向伸展的胸角则为离征。

(6) 个体大小：一般而论，盔甲鱼类的个体大小是一定的。中华盔甲鱼属个体很小，头甲全长不超过 2 厘米是它们的一条共同离征。

(7) 松果体与眶孔的相对位置：本文采纳 Wang (1991) 的意见，松果体与眶孔后缘处于同一水平线是中华盔甲鱼属与 *Meishanaspis* 的共同离征。

根据上面的分析，笔者得到下列真盔甲鱼类性状数据矩阵(表 3)。

3. 真盔甲鱼类系统发育关系分析 (phylogenetic analysis of eugaleaspids)

(1) 真盔甲鱼类系统发育关系研究回顾

1965 年，刘玉海建立了真盔甲鱼类的第一个属 *Galeaspis* (1980 年由于同名关系改为 *Eugaleaspis*)。时隔 15 年，潘江和王士涛(1980)描述了真盔甲鱼类另外两个属 *Yunnanogaleaspis* 和 *Sinogaleaspis*，这样随之产生了对真盔甲鱼类系统发育关系的讨论。

表 3 真盔甲鱼类性状数据矩阵

Table 3 The character data matrix of eugaleaspids

终端分类单元\性状	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
E. xujiachongensis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
E. lianhuashanensis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
E. changi	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
E. xiushanensis	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
P. yuhaii	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
T. magnoculus	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
N. maeandrine	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0
Y. major	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
M. lehmani	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
S. xikengensis	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
S. shankouensis	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
S. zhejiangensis	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
Outer Group	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

离征 1＝真盔甲鱼型的侧线系统（刘玉海，1986）；2＝纵长卵圆形中背孔；3＝第四侧横管缺失；4＝裂隙形中背孔；5＝中背孔向后延伸，后端位于眶孔前缘连线之后；6＝内角缺失；7＝眶孔前后中长比超过 0.9；8＝眶孔前后中长比超过 1.1[1]；9＝不具吻突；10＝不具侧向伸展的胸角；11＝松果体与眶孔后缘处于同一水平线；12＝个体很小，头甲全长不超过 2 厘米。*E* = *Eugaleaspis*, *P* = *Pterogonaspis*, *T* = *Tridensapis*, *N* = *Nochelaspis*, *Y* = *Yunnanogaleaspis*, *M* = *Meishanaspis*, *S* = *Sinogaleaspis*

Apomorphies: 1. eugaleaspid pattern sensory canal system (Liu, 1986); 2. longitudinal oval median dorsal opening; 3. the fourth lateral transverse canal absent; 4. slit-like median dorsal opening; 5. median dorsal opening extending posteriorly beyond the level of anterior margin of the orbital openings; 6. inner cornua absent; 7. ratio between preorbital length and post-orbital length in mid-line bigger than 0.9; 8. ratio between pre-orbital length and post-orbital length in mid-line bigger than 1.1; 9. rostral process absent; 10. lateral projecting cornua absent; 11. pineal organ level with the posterior margin of the orbital openings; 12. the largest length of the cephalic shield smaller than 2cm

三个分类单元有三条可能的分支图解，真盔甲鱼类这三个属三条相互竞争的分支图解现在都有代表(图 4A—C)。潘江和王士涛(1980)当时还是采用进化分类学派的观点，他们认为 *Y.* 和 *E.* 具有更近的亲缘关系，属于同一个科真盔甲鱼科，而 *S.* 构成真盔甲鱼类的另一个科中华盔甲鱼科。若是我们可以将他们的观点转化为分支图解的话，则得到图 4A。Janvier (1984) 提出一条盔甲鱼类的分支图解，根据他的分支假说，真盔甲鱼类构成一个单系类群，上述三属系统关系如图 4B 所示。图 4C 则是从刘时藩(1986)和 Wang (1991)的分支图解（图 4D—F）中简化而来。刘时藩(1986)建立 *Tridensaspis*，提出图 4D—E 所示的分支图解。最新的分支图解(图 4F)是 Wang (1991) 提出的，共分析了真盔甲鱼类的四个属，包括他新建立的 *Meishanaspis*。从这六条分支图解可以看出，目前关于真盔甲鱼类的系统发育关系还存在着较大的分歧。

本文新描述了 *Nochelaspis* 和 *Pterogonaspis* 两个属，这样真盔甲鱼类现已有七属十二种。作为比较生物学的一项基本任务，有必要去探讨这些属种之间的相互关系，阐明其系统发育关系。此外，分支图解的建立有助于进行生物地理学分析。本文的一个目的

1) *E. lianhuashanensis* 眶孔前后中长比至少有 1.1，据刘时藩(1986，图 2)复原图可达 1.5。

就是要在新资料的基础上，通过更加严格的性状分析，运用分支系统学的基本原理，提出一条可供检验的分支假说。

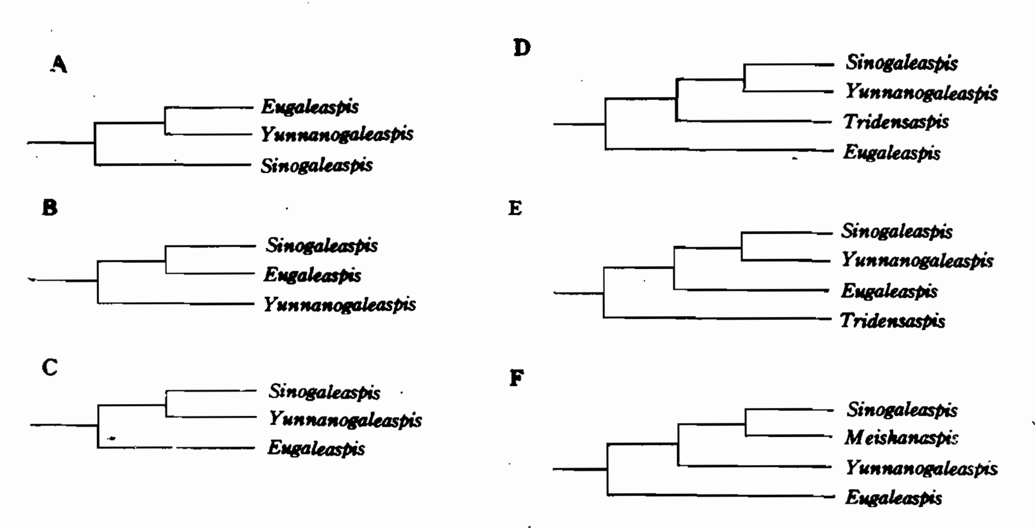


图 4　关于真盔甲鱼类的系统发育关系现有的六条分支图解

Fig. 4　Six schemes of eugaleaspid interrelationships currently under discussion in the literature. A. based on Pan and Wang (1980); B. after Janvier (1984); C. simplified after Liu S. -F. (1986) and Wang (1991); D-E. after Liu S. -F. (1986); F. after Wang (1991)

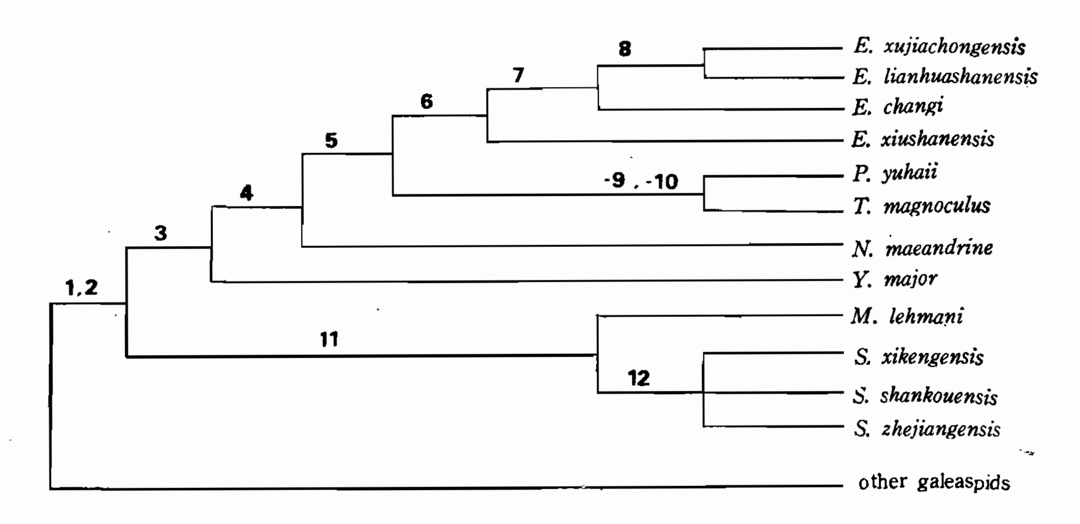


图 5　代表真盔甲鱼类系统发育关系的分支图解

Fig. 5　The cladogram representing eugaleaspid phylogeny Numbers represent the apomorphies analysed in Table 3 (—9 = rostral process; —10 = lateral projecting cornua)

(2) 真盔甲鱼类新的分支假说

通过对前面性状矩阵（表 1）PAUP（Phylogenetic Analysis using Parsimony）分析，笔者共得到三条最简约的分支图解。由于运算数据量不大，分析中选择的算法参数

为全搜寻（ALLTREES）。这三条分支图解的路径长度为 15，一致性指数（consistency index）等于 0.8。图 5 所示的分支图解是它们的协和树（consensus tree）。该树协和分叉指数（consensus fork index）或因子数为 10。

（3）讨论

i. 实际上，分支系统学分析由前后两步工作组成，第一步是性状分析，第二步是系统分析。性状分析判定性状的同源以及性状转换系列的极向，是分支系统学分析的基础，该步工作的最终结果是获得操作分类单元（OTUs）的性状状态矩阵。性状分析必须独立于随后的系统分析。系统分析的主要工作则是根据简约性原理，把性状状态矩阵转化成最简约的分支图解并加以优化（optimization）。现在借助系统分析软件（PAUP, HENNIG 86, PHYLIP 或 MACCLADE）可以很容易地实现这部分工作。所谓优化，其实就是依据分支图解对前面的性状分析结论作出新的解释或反馈。以前文的分析为例，在真盔甲鱼类的性状分析中，根据外类群比较，我们认为对于真盔甲鱼类来说，缺失吻突（9，表 3）和缺失侧向延伸的角（10，表 3）是离征。根据性状分析的结论进行系统分析，我们得出真盔甲鱼最简约的分支图解（图 5）。从这一分支图解可以看出，前面关于吻突与侧向延伸的角两个性状转换系列极向的设定需要重新修正或优化，玉海翼角鱼和大眼三尖鱼发育的吻突（－9，图 5）和侧向延伸的角（－10，图 5）是这两个属的共同离征，它们与外类群华南鱼类中的吻突及侧向延伸的角应为平行进化。在真盔甲鱼类中，没有侧向伸展的角和没有吻突恰恰是它们的祖征。

ii. 就三属（*Eugaleaspis*, *Yunnanogaleaspis* 和 *Sinogaleaspis*）的分支系统关系而言，本文得出的分支图解与潘江和王士涛（1980）的系统分类一致。由于第四侧横管在 *S.* 和外类群中广泛存在，笔者认为该管的缺失是 *E.* 和 *Y.* 的共同离征。下面分析一下其余两个分支图解（图 4B—C）所使用的性状。

刘时藩（1986）认为内角与近椭圆形的中背孔是 *Sinogaleaspis* 和 *Yunnanogaleaspis* 的共同离征。Wang（1990）也是使用头甲内角来定义 *S.*＋*Y.* 这一类群。刘时藩（1986）是通过转换系列对比标准（骨甲鱼类胸角和胸窝的演化趋势）来决定真盔甲鱼类内角的极向。转换系列对比标准是否可靠这里暂且不论。两个不同类群转换系列若要进行对比，起码所要对比的转换系列具有功能上的趋同。骨甲鱼类是具有胸窝的类群，胸角位于胸窝的外侧，它的演化可能与胸窝的发育有某种关联。真盔甲鱼类可能并不具有胸窝，从形态位置上看，是角而不是内角与骨甲鱼类的胸角相当。真盔甲鱼类的内角与骨甲鱼类的胸角是无法进行比较的。由于在盔甲鱼类中，真盔甲鱼类的外类群除都匀鱼类外普遍具有内角，对于真盔甲鱼类来说，具有内角显然是祖征。刘时藩从地史分布判断，纵长椭圆形的中背孔是离征，而裂隙形的中背孔是祖征。如果只是真盔甲鱼类具有中背孔，上述极向判断较之于另一种选择（裂隙形中背孔是离征）也许更具说服力。但是中背孔在整个盔甲鱼类中普遍存在，真盔甲鱼类中背孔转换系列的极向判断必须要考虑到它的外类群。外类群比较是极向判断最重要的标准，根据前面性状分析，对于盔甲鱼类来说，圆形中背孔很可能是祖征，从大庸鱼属到南盘鱼属再到真盔甲鱼类，中背孔呈越来越长的演化趋势。真盔甲鱼类同样应该表现这种演化趋势。从上面的分析可以看出，定义 *S.*＋*Y.* 这一类群的性状（包括第四侧横管的缺失）都是祖征，*S.*＋*Y.* 显然为并系类群。

Janvier (1984，图 4) 提出了一个关于盔甲鱼类分支系统发育关系的假说。从 Janvier 的分支图解上可以看出，真盔甲鱼类的中背孔从梨形(纵长椭圆形)到裂隙形，愈来愈长，这与我们的分析是吻合的。问题在于 Janvier 的分支图解与他的分析有所出入，在分析中，他认为 *Y.* 和 *S.* 的中背孔为梨形，*E.* 的中背孔为裂隙形(实际情况也是这样)，但在分支图解中，Janvier 却把裂隙形的中背孔作为 *S.* 和 *E.* 的共同离征。Janvier 使用的另一个离征——短的头甲——很明显是错误的，*S.* (潘江和王士涛，1980) 的头甲并不短。既然 *S.* 的中背孔是梨形，Janvier 的分支图解也就失去了根据。由于 Janvier 的分支图解要求第四侧横管两次缺失，与本文得出的分支图解相比则不简约。

iii. 在真盔甲鱼类中，真盔甲鱼属存在着眶孔位置不断后移的演化趋势 (刘时藩，1986)。这种演化趋势在憨鱼属中同样也发生，是一种平行进化现象。

(1992 年 1 月 15 日收稿)

参　考　文　献

王念忠、王俊卿，1982：记一新的无颌类化石(兼论多鳃鱼类的分类地位)。古脊椎动物与古人类，**20**(2)，99—105。

方润森、江能人、范健才、曹仁关、李代芸等，1985：云南曲靖地区中志留世—早泥盆世地层与古生物。云南人民出版社，171 页。

刘玉海，1965：云南曲靖地区早泥盆世无颌类化石。古脊椎动物与古人类，**9**(2)，125—140。

刘玉海，1975：川滇早泥盆世无颌类。古脊椎动物与古人类，**13**(4)，215—223。

刘玉海，1979 a：滇东早泥盆世北极鱼化石。古脊椎动物与古人类，**17**(1)，23—34。

刘玉海，1979 b：关于汉阳鱼 (*Hangyangaspis*) 的系统位置及其在划分地层时代上的意义。古生物学报，**18**(6)，276—281。

刘玉海，1980：命名建议。古脊椎动物与古人类，**18**(3)，256。

刘玉海，1985：盔甲鱼类 *Antiquisagittaspis cornuta* (新属、新种)在广西六景下泥盆统的发现。古脊椎动物与古人类，**23**(4)，247—254。

刘玉海，1986：盔甲鱼类的侧线系统。古脊椎动物学报，**24**(4)，245—259。

刘时藩，1983：四川秀山无颌类化石。古脊椎动物与古人类，**21**(2)，97—102。

刘时藩，1986：广西盔甲鱼类化石。古脊椎动物学报，**24**(1)，1—9。

潘江，1984：中国志留纪脊椎动物的新发现。第 67—75 页，纪念乐森寻教授论文集，地质出版社。

潘江、王士涛，1980：盔甲鱼类在华南的新发现。古生物学报，**19**(1)，1—7。

潘江、王士涛，1981：云南早泥盆世多鳃鱼类的新发现。古脊椎动物与古人类。**19**(2)，113—121。

潘江、王士涛，1983：江西修水西坑组多鳃鱼目化石一新科。古生物学报，**22**(5)，505—509。

潘江、王士涛、刘运鹏，1975：中国南方泥盆纪无颌类及鱼类化石。地层古生物论文集第一辑，135—169。

潘江、曾祥渊，1985：湘西早志留世溶溪组无颌类的发现及其意义。古脊椎动物与古人类，**23**(3)，207—213。

Forey, P., 1983: Introduction to cladistics. (分支系统学评价，第 152—195 页。分支系统学译文集，科学出版社，1983)。

Forey, P., 1984: Yet more reflections on Agnathtan-Gnathostome relationships. *J. Vert. Paleonto.*, 4(3), 330—343.

Fortey, R. A. and R. P. S. Jefferies, 1982. Fossils and Phylogeny ——a compromise approach. pp. 197—234. *in*: K. A. Joysey and A. E. Friday (eds.), Problems of Phylogenetic reconstruction. Academic Press, London.

Halstead, L. B., 1982: Evolutionary trend and Phylogeny of the Agnatha. pp. 159—196. *in*: K. A. Joysey and A. E. Friday (eds.), Problems of Phylogenetic reconstruction. Academic Press, London.

Halstead, L. B., Liu, Y. H., Pan, K., 1979: Agnathans from the Devonian of China. *Nature*, 282, 833—836.

Janvier, Ph., 1984: The relatioships of the Osteostraci and Galeaspida. *J. Vert. Paleonto.*, 4(3), 344—358.

Pan, J., 1984: The phylogenetic Position of the Eugaleaspida in China. *Prov. Linn. Soc. N. S. W.*, **107**(3), 309—319.

Wang, N.-Z., 1991: Two new Silurian galeaspids (jawless craniates) from Zhejiang Province, China, with a discussion of Galeaspid-Gnathostome relationships. pp. 41—65. *in*: Chang, M.-M., Liu, Y.-H. and Zhang, G.-R. (eds.), Early Vertebrates and related problems of evolutionary biology, Science Press, Beijing.

TWO NEW EUGALEASPIDS, WITH A DISCUSSION ON EUGALEASPID PHYLOGENY

Zhu Min

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words eugaleaspid, galeaspid; Early Devonian; phylogeny

Summary

Two new Early Devonian eugaleaspids from Qujing, Yunnan in South China are described here. One is *Nochelaspis maeandrine* gen. et sp. nov., collected from the lower part of Xishancun Formation (early Early Devonian), the other *Pterogonaspis yuhaii* gen. et sp. nov. from Xujiachong Formation (late Early Devonian).

Nochelaspis, the largest eugaleaspid so far described, is an element of the Early Vertebrate fauna in Xishancun Formation (Zhu, 1991), which includes polybranchiaspids, paleoniscoids, crossopterygian, arthrodire, antiarchs, petalichthyids (Zhu, dissertation; in preparation). *Pterogonaspis*, the huananaspid-like eugaleaspid, occurred in the same bed with *Eugaleaspis xujiachongensis*, *Sanchaspis magalarostra*, yunnanolepids and plant remains. Both genera throw lights on the phylogeny of eugaleaspids and galeaspids.

Eugaleaspids are assumed to be a monophyletic galeaspid group by (1) the eugaleaspid pattern lateral line system and (2) the longitudinal oval median dorsal opening (if the median dorsal opening of *Nanpanaspis* is due to the parallelism). By now, there have been 7 genera including 12 species of eugaleaspids described, ranging from Middle Silurian to Early Devonian (Fig. 3). The character analysis of eugaleaspids has been done in view of Cladistics. With the principle of parsimony, a new testable cladogram is established (Fig. 5).

Systematics

Subclass Galeaspida Tarlo, 1967

Order Eugaleaspiformes (Liu, 1965) Liu, 1980

Nochelaspis gen. nov.

Etymology From *nocheles*=slow, sluggish, retarded (Gr.); *lepis*=scale (Gr.).

Type species *Nochelaspis maeandrine* sp. nov.

Diagnosis Large sized eugaleaspid, cephalic shield triangular in shape, broader than long; cornua developed, spine-like; inner cornua very developed, leaf-like in form, its end extending slightly behind the end of the cornua; the breadth between the inner cornua shorter than the length of the inner cornua; median dorsal opening longitudinal slit-like, but its posterior margin in front of the level of the anterior margin of the orbital openings; eugaleaspid pattern of sensory line system with three pairs of lateral transverse canals; tubercular dermal ornament.

Remarks The new genus has the longitudinal slit-like median dorsal opening. With re-

gards to this character state, the new genus is similar to *Eugaleaspis* and *Tridensaspis,* but differs distinctly from the latter in its very developed inner cornua. Moreover, in *Nochelaspis* the posterior end of the slit-like median dorsal opening lies in front of the level of the anterior margin of the orbital openings, while in *Eugaleaspis* and *Tridensaspis,* the posterior end of the median dorsal opening lies between or behind the orbital openings. On the whole, the new genus is the most suggestive of *Yunnanogaleaspis* among the eugaleaspids so far described. But at least five differences can be seen between them: (1) the median dorsal opening of *Y.* is longitudinal oval-like, shorter than that of *Nochelaspis,* which is slit-like; (2) both have developed inner cornua, but the inner cornua of *N.* leaf-like, is much larger than that of *Y.;* (3) in *N.,* the posterior end of inner cornu extends behind the posterior end of the cornu, where in *Y.,* the posterior end of inner cornu lies in front of the posterior end of the cornu; (4) the breadth between the inner cornua is smaller than the length of the inner cornua in *N.,* in contrast, the breadth between the inner cornua is bigger than the length of the inner cornua in *Y.;* (5) the cephalic shield of *N.* is broader than long, while the cephalic shield of *Y.* is longer than broad.

Nochelapis maeandrine sp. nov.

(Fig. 1; Pl. I—II)

Etymology From *maiandros* = mearder, wander, roam (Gr.).

Holotype V10106, a complete cephalic shield.

Locality and Horizon Liaojiaoshan hill, Qujing, Yunnan; Lower part of Xishancun Formation (Lochkovian), Cuifengshan Group.

Diagnosis As for genus (the only species).

Pterogonaspis gen. nov.

Etymology From *pteron* = wing (Gr.), *gonus* = corner (Gr.), *aspis* (Gr.) = shield.

Type species *Pterogonaspis yuhaii* sp. nov.

Diagnosis Eugaleaspid with long rostral process and lateral slender cornua; inner cornua developed; median dorsal opening longitudinal slit-like, extending posteriorly between the orbital openings; eugaleaspid pattern sensory line system with three lateral pairs of transverse canals; ornament with small tubercles.

Remarks This new genus has longitudinal slit-like median dorsal opening and typical eugaleaspid pattern sensory line system and can be referred definitely to Eugaleaspiformes. Among the eugaleaspids, it is the most suggestive of *Tridensaspis* (Liu, 1986) with its rostral process and lateral projecting cornua. But, it is difficult to make the crucial contrasts between *Pterogonaspis* and *Tridensaspis* because the cepahlic shield of *T.* is poorly preserved, especially its posterior half. By far, three differnces could be seen between them. First, the median dorsal openig of *T.* has a pointed anterior end and round posterior margin, and is more or less spindle-like in form; while the median dorsal opening of *P.* has two parallel lateral margins, more similar to that of *Eugaleaspis*. Second, the median dorsal canal of *T.* is longer than that of the new genus relatively. Third, the cephalic shield of *T.* with a relatively large orbital openigs is smaller than that of *Pterogonaspis*.

Pterogonaspis yuhaii sp. nov.

(Fig. 2; Pl. III)

Etymology After Dr. Liu Yuhai who described the first three genera of the galeaspids

(*Eugaleaspis, Nanpanaspis* and *Polybranchiaspis*).

Holotype V10105, a relatively complete cephalic shield.

Locality and Horizon Xujiachong, Xishan, Quqing, Yunnan; Xujiachong Formation, Cuifengshan Group, Early Devonian.

Diagnosis as for genus (the only species).

图 版 说 明

图 版 I

漫游憨鱼 *Nochelaspis maeandrine* gen. et. sp. nov. 头甲外模 External mould of cephalic shield ×1

图 版 II

漫游憨鱼 *Nochelaspis maeandrine* gen. et. sp. nov. 头甲内模 Internal mould of cephalic shield ×1

图 版 III

玉海翼角鱼 *Pterogonaspis yuhaii* gen. et sp. nov. 头甲内模 Internal mould of cephalic shield ×3



苏北盆地井下首次发现小哺乳动物化石

最近，我们在苏北盆地上第三系盐城群内首次开展井下小哺乳动物化石研究工作。在采自东台县富安公社等处重约500公斤岩样中，几经努力，终于获得了五颗小哺乳动物的牙齿化石。中国科学院古脊椎动物与古人类研究所邱铸鼎等同志鉴定为：*Eumyarion* sp., Sciuridae gen. et sp. indet., Cricetidae? gen. et sp. indet., cf. *Plesiosciurus* sp. 及一枚蝙蝠类（Chiroptera）或食虫类（Insectivora）的臼前齿。其中 *Eumyarion* sp. 的牙齿长约1.85mm，与江苏泗洪下草湾组发现的相近似；cf. *Plesiosciurus* sp. 的下后尖及前边脊破损，齿宽1.55mm，牙齿在大小上以及在齿尖形态等特征上与江苏泗洪和山东山旺下中新统发现的近松鼠的很相似。同时，松鼠类两枚颊齿的构造与我国中、晚中新世动物群中的花栗鼠类（*Eutamias*）亦有某些相似的特征。从化石特征分析，含上述小哺乳动物化石的层段，大致可与含早中新世泗洪地方哺乳动物群至含晚中新世二登图地方哺乳动物群的中国陆相上第三系对比，其时代为中新世。

在苏北盆地利用井下岩样获得小哺乳动物化石还是第一次。这一发现为该盆地上第三系的确定，并与我国第三纪陆相地层的更广泛对比提供了证据。

（江苏石油勘探局地质科学研究院 蔡小李）





